Studien über die Ruheperiode der Holzgewächse

Von

Dr. Friedl Weber

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Graz

(Mit 3 Tafeln)

(Vorgelegt in der Sitzung am 30. März 1916).

Seit einer Reihe von Jahren beschäftige ich mich mit dem Problem der Ruheperiode und mit den Mitteln, dieselbe abzukürzen; bisher wurden von mir in diesen Sitzungsberichten (1911 und 1916) zwei neue Frühtreibverfahren — die Verletzungs- und die Acetylenmethode — beschrieben; nunmehr soll weiteres Tatsachenmaterial mitgeteilt sowie auch eine kurze Stellungnahme zu der derzeit im Vordergrund des Interesses stehenden Frage nach der Bedeutung der Nährsalze gegeben werden. Die vorliegende Arbeit gliedert sich demgemäß in folgende Abschnitte:

1. Die Acetylenmethode, II. Teil.
2. Frühtreiben mit H_2O_2.
3. Verlängerung der Ruheperiode durch Warmhauskultur.
4. Zur Frage nach der Bedeutung der Nährsalze in Beziehung auf die Ruheperiode.

Der Hauptteil der Versuche, die diesen Studien zugrunde liegen, wurde am Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Graz durchgeführt und es sei an dieser Stelle dem Vorstand desselben, Herrn Prof. Dr. K. Linsbauer der ergebenste Dank für die weitgehende Förderung der Arbeit ausgesprochen; eine Reihe von Versuchen wurden in den Jahren 1909 bis 1911

am Wiener Pflanzenphysiologischen Institut angestellt. Bisher hatte ich nicht Gelegenheit, Herrn Prof. Dr. H. Molisch für das rege Interesse, das er unermüdlich meinen Experimenten entgegenbrachte, in einer Publikation meinen aufrichtigsten Dank auszudrücken.

1. Die Acetylenmethode, II. Teil.

A. Über das Frühtreiben von Holzgewächsen mit fester Ruhe.

Die Versuchsreihen, über welche in der ersten Mitteilung über die Acethylenmethode (1916) berichtet wurde, kamen Mitte Dezember zum Abschluß; dies brachte es mit sich, daß dabei der Hauptsache nach mit Pflanzen experimentiert werden mußte, die sich relativ leicht und frühzeitig treiben lassen (*Syringa, Aesculus*).

Die Leistungsfähigkeit eines Treibverfahrens läßt sich am besten bewerten nach den Erfolgen bei schwer und spät treibbaren Gewächsen. Als Holzgewächse mit »erwiesen fester Ruheperiode« (Lakon [1912], p. 572) sind bekannt: *Fagus silvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus*-Arten, ferner *Castanea sativa*, *Robinia pseudacacia* und *Tilia* sp.

Wichtig ist die Tatsache, für die immer mehr Belege beigebracht werden, daß sich selbst diese spät treibfähigen Pflanzen noch relativ frühzeitig als bewurzelte Stöcke (»Topfkultur«) viel schwerer und später erst als abgeschnittene Zweige (»Stecklingskultur«, Klebs [1914], p. 107) zur Entwicklung bringen lassen; ich habe diese Erscheinung auch bei der Acetylentreiberei bei *Tilia* [1] und *Fagus* [2] realisiert gefunden.

An dieser Stelle soll berichtet werden über den Treiberfolg des Acetylenisierens auf Zweige, also bei Stecklingskultur, der obengenannten tief ruhenden Holzgewächse; die dabei verwendeten Zweigstücke wurden meist möglichst groß gewählt,[3] nachdem von mir und anderer Seite [4] auf den

[1] Diese Sitzungsberichte (1916), p. 10.

[2] Berichte der Deutschen bot. Ges. (1916), p. 12.

[3] Soweit es die Raumverhältnisse des Acetylenbehälters gestatteten.

[4] Portheim (1914), p. 420 und Klebs (1914), p. 54.

»Einfluß der Größe des Versuchsobjektes auf das Austreiben« hingewiesen worden war.

Die Methode deckt sich im wesentlichen mit derjenigen, wie sie in der ersten Mitteilung (1916) beschrieben wurde: das Acetylenisieren geschah diesmal meist im Dunkeln unter einem großen Blechsturz,[1] der Abschluß gegen die Außenluft erfolgte durch trockenen Sand, der in den Zwischenraum zwischen Dunkelsturz und aufgebogenem Rande der Blechunterlage geschichtet wurde. Der Apparat zur Acetylenerzeugung stand außerhalb des Acetylenisierungskastens (Blechsturzes) und das Gas wurde mittels Schlauches aus dem Apparat in jenen übergeleitet: diese Versuchsanstellung hat den Vorteil, daß bei der täglich vorzunehmenden Gaserneuerung der Acetylenraum nicht geöffnet (der Blechsturz nicht abgehoben) zu werden braucht.

Die Dosierung des Acetylengases war im allgemeinen dieselbe wie bei den Treibversuchen mit *Syringa* und *Aesculus*; jedenfalls vertragen aber die tiefruhenden Pflanzen auch bedeutend stärkere Dosen, zumal bei *Fagus* ist nur mit starken Dosen (bei mehrtägiger Narkosedauer) ein guter Erfolg zu erzielen.

Versuche.

I. Tilia sp.

Bei den Versuchen mit *Tilia*-Zweigen anfangs Dezember[2] konnte zwar durch Acetylenbehandlung bei der »Mehrzahl der Äste« ein Öffnen der Knospen erzielt werden; eine rasche Weiterentwicklung der jungen Triebe fand aber nicht statt. Die Versuche mit Lindenzweigen wurden Ende Dezember 1915 mit reichlichem Material wiederholt und dabei eine 3 × 24stündige Acetyleneinwirkung zur Anwendung gebracht. Die Temperatur im Acetylenraum war diesmal ziemlich tief; sie sank nämlich von 14° C. am ersten Tag bis auf 8° C. am letzten Acetylentag. Trotz dieser niederen Temperatur während der Narkose war der Treiberfolg nachher im Warmhaus sehr günstig und

[1] Höhe × Breite × Länge: 74 × 50 × 55 *cm*.

[2] Vgl. diese Sitzungsberichte (1916), p. 10.

ungemein einheitlich. Das Austreiben begann nach ungefähr 2 Wochen und bis zum 20. Jänner war die Blattentfaltung zunächst der Hauptknospen in vollem Gange (vgl. Fig. 9). Die Knospen der Kontrollzweige ruhten noch weiter oder zeigten nur vereinzelt die allererste Anschwellung.

Diese Ergebnisse verdienen hervorgehoben zu werden, weil sie erstens den guten Treiberfolg bei den schwer treibbaren Lindenzweigen erweisen und weil sie zweitens zeigen, daß selbst bei relativ niederen Temperaturen das Acetylen »angreift«; letzterer Umstand dürfte für die Praxis nicht ohne Bedeutung sein.

II. Robinia Pseudacacia.

Mit *Robinia Pseudacacia* wurde bisher wenig experimentiert. Wie bereits kurz mitgeteilt (1916, p. 12), kann man Blattknospen durch Acetylenbehandlung Ende Dezember zur Entfaltung bringen. Die Versuche wurden mit günstigem Material wiederholt. Die Acetylenisierung geschah vom 24. bis zum 27. Dezember bei einer Temperatur von 14 bis 8° C. Nach der ersten Jännerwoche entwickelten sich sowohl Blatt- als auch Blütenknospen. Fig. 5 zeigt den Entwicklungszustand der Acetylen- und Kontrollzweige am 20. Jänner 1916.

III. Fraxinus excelsior.

Howard (1906) konnte Eschenzweige ohne vorherige Behandlung nicht vor Anfang April im Warmhaus zur Blattentfaltung bringen, und zwar auch dann nur, wenn sie erst im März aus dem Freien eingebracht wurden; im Oktober, Jänner und Februar eingestellte Zweige kamen überhaupt nicht zur Blattentfaltung. Molisch (1909, Das Warmbad, p. 16) berichtet: »Gebadete *Fraxinus*- (Eschen)-Zweige treiben im Vorherbst nicht, im Januar aber schon gut«. Lakon (1912) stellte Eschenzweige am 3. November in Knop'sche Lösung ein; sie zeigten vollständige Blattentfaltung am 9. Februar. Nach diesen Angaben lassen sich also die Blattknospen der Esche bei Stecklingskultur nur schwer und spät treiben.

Mit Hilfe der Acetylenmethode ist es mir gelungen, *Fraxinus*-Zweige bereits Ende Dezember zum Austreiben zu bringen. Nach einer Vorversuchsreihe (Ende November) kam der erste Hauptversuch am 4. Dezember zur Einleitung. Nach 2×24stündiger Acetyleneinwirkung zeigten sich die ersten Anzeichen des Treibens in ungefähr zwei Wochen. Aus Fig. 2 ist der Entwicklungszustand zu ersehen, wie ihn ein (als Beispiel genommener) Acetylenzweig und ein Vergleichszweig am 28. Dezember erreicht hatten. Bis zum 10. Jänner (Abbruch des Versuches) hatten fast alle Acetylenzweige ihre Terminalknospen zu kräftigen, zirka 8 *cm* langen Trieben entwickelt, von den Kontrollzweigen dagegen war noch keine einzige Terminalknospe ausgetrieben.

Bei weiteren Hauptversuchsreihen mit ebenso reichlichem Material, bei welchen die Acetylenisierung Ende Dezember, respektive anfangs Jänner erfolgte, zeigte sich stets die ausgezeichnete Frühtreibewirkung dieses Narkoticums.

Leichter und früher als die Terminalknospen treiben im Dezember und Jänner tiefer inserierte Knospen; von solchen hatten sich bei der ersten Hauptversuchsreihe selbst bei den nicht acetylenisierten Zweigen bis zum 10. Jänner einzelne entwickelt. Dies ist um so auffallender, als bei anderen Holzgewächsen — z. B. *Syringa, Tilia* — zumeist die Terminalknospen am leichtesten zu treiben sind. Ab Mitte Februar ohne Vorbehandlung ins Warmhaus eingestellte Eschenzweige entfalten dagegen die kräftigsten Endknospen zu allererst. Es sei auch noch hervorgehoben, daß Eschen**blüten**knospen bedeutend früher im Warmhaus treibbar sind als Blattknospen. Von am 10. Jänner 1910 in Wien ins Gewächshaus ohne Vorbehandlung eingestellten Zweigen mit Blütenknospen entwickelten sich diese ungemein rasch und willig und begannen bereits am 18. Jänner zu stäuben; zu dieser Zeit lassen sich ohne weiteres Eschenblattknospen im Warmhaus nicht zum Öffnen bringen.

In der diesjährigen Treibsaison habe ich *Fraxinus*-Zweige auch noch auf andere Weise frühgetrieben; sie wurden während 24 Stunden einer durch **Ammoniakdämpfe** stark verunreinigten Luft ausgesetzt, und zwar am 22. Jänner 1916,

hierauf kamen sie gleichzeitig mit den Kontrollzweigen ins Treibhaus. Die Ammoniakdämpfe waren so stark, daß sie durch die Lenticellen alsbald eindrangen und das darunterliegende Rindenparenchym zum Absterben brachten, wodurch um die Rindenporen herum mit freiem Auge sichtbare Höfe entstanden (vgl. 1916, Gasdiffusionsmethode). Unter diesen »Höfen« bildete sich alsbald typisches Wundkorkgewebe, so daß also an diesen Stellen auf indirekte Weise (durch Schaffung der nekrotischen Herde) durch die Ammoniakdämpfe die Winterruhe aufgehoben und lebhafte Zellteilungstätigkeit angeregt wurde. Aber auch die Blattknospen der Ammoniakzweige traten frühzeitig aus ihrer Winterruhe heraus und entfalteten ihre Blätter in der Zeit vom 5. bis 15. Februar 1916; die Kontrollzweige wiesen zu dieser Zeit noch völlig winterliches Aussehen auf.

Ferner konnten *Fraxinus*-Blattknospen noch auf folgende Weise frühgetrieben werden. Sie wurden am 23. Jänner für 20 Stunden im Warmhaus »per Kopf« in 20% Kalisalpeterlösung eingetaucht belassen. Die Vergleichszweige wurden in Leitungs- oder destilliertem Wasser von Warmhaustemperatur gebadet. Fig. 1 zeigt eine typische Auswahl von »Kalisalpeter«- und Kontrollzweigen am 14. Februar 1916 photographiert. Auch ein Bad in 15prozentiger Kalisalpeterlösung läßt noch eine frühtreibende Wirkung deutlich erkennen, dagegen nicht ein solches in zehnprozentiger Lösung. Näher auf diese merkwürdige Treibmethode soll erst eingegangen werden, wenn die beabsichtigten weiteren Versuche durchgeführt sein werden; doch soll ausdrücklich betont werden, daß das reichliche Versuchsmaterial und das einheitliche Ergebnis keinen Zweifel an der Richtigkeit des Treiberfolges zulassen.

IV. Castanea sativa.

In der Umgebung von Graz kommt *Castanea sativa* (*vesca*) in schönen Exemplaren auf natürlichem Standort vor. Ich habe daher auch mit Zweigen dieses Baumes, dem nach Pfeffer (Physiologie, II., p. 260) eine tiefe Ruhe zukommt, Treibversuche gemacht. Es sei daran erinnert, daß Klebs

(1914, p. 107) Stecklinge von *Castanea* im elektrischen Lichtraum ungemein frühzeitig treiben konnte. Dagegen hat Howard (1906, p. 12 und 22) festgestellt, daß *Castanea* von selbst im Warmhaus nicht vor 10. März die Knospen öffnet.

Mit der Acetylenmethode wurden die ersten Versuche Ende Dezember eingeleitet; das Treiben erfolgte Mitte Jänner. Die Hauptversuchsreihe begann am 13. Jänner 1916. Die Acetyleneinwirkung dauerte 2×24 Stunden. Das Knospenwachstum setzte einheitlich und deutlich ein am 18. Jänner. Die photographische Aufnahme (Fig. 11) stammt vom 29. Jänner 1916.

V. Fagus silvatica.

Das größte Interesse verdienen die Versuche mit *Fagus silvatica*, da die Buche unter allen einheimischen Holzgewächsen am schwersten zu treiben ist. Wenigstens bis zu einem gewissen Grade positive Treiberfolge haben folgende Autoren erzielt: Lakon (1912, p. 574) konnte durch sein Nährsalzverfahren an Buchenzweigen die Knospen anfangs Dezember zum Anschwellen bringen. »Sie hoben ihre Schuppen und warfen sie zum Teil ab; zu einer förmlichen Knospenentfaltung kam es jedoch nicht.« (Lakon meint, das Ausbleiben der Weiterentwicklung der Knospen sei auf ungünstige äußere Bedingungen, insbesondere die große Trockenheit seines Versuchsraumes zurückzuführen. Nach meinen Erfahrungen spielt die Trockenheit des Versuchsraumes keine ausschlaggebende Rolle; auch in feuchter Treibhausluft konnte, wie weiter unten ausgeführt werden wird, an Buchenzweigen nur das Spreizen der Schuppen, keineswegs aber eine vollkommene Blattentfaltung erzielt werden. Klebs (1914, p. 48) sagt: bei den Versuchen Lakon's hätten sich die Buchenknospen nicht entfaltet, »weil das Licht jedenfalls nicht ausreichte«. Daß auch diese Erklärung nicht zutreffen dürfte, habe ich bereits an anderer Stelle [Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, 1916] besprochen.) Jesenko (1912, p. 228/9) hat in der Vorruhezeit (Sommer) Buchenknospen insbesondere durch Verletzung zur Entwicklung gebracht. Bei eigenen Versuchen mit der »Verletzungsmethode« (1911, p. 10)

zur Zeit der Nachruhe erfolgte die Blattfaltung nicht vor anfangs März. Durch Kombination von Kälte und Warmbad erhielt Portheim (1914, p. 412) *Fagus*-Zweige bis 13. Februar beblättert. Alle diese Treiberfolge werden aber bei weitem übertroffen durch die überaus interessanten Ergebnisse des Lichttreibverfahrens von Klebs (1914). Auf Grund seiner Versuche, die das Frühtreiben im elektrischen Lichtraum ergaben, kommt Klebs zur Überzeugung: »Das Tageslicht im Winter von Oktober bis Februar ist ungenügend für das Austreiben der Buchenknospen.« In der dieswinterlichen Treibsaison konnte ich Buchenbäumchen durch Acetylenbehandlung ab Ende Dezember zur völligen Belaubung bringen. Aus der daraus erhellenden Tatsache, daß Buchenknospen auch bei geringer winterlicher Lichtintensität frühtreibbar sind, zog ich (l. c.) den Schluß, daß auch das Licht »nur als Reiz« in bezug auf die Abkürzung der Ruheperiode wirke. An dieser Stelle sollen nunmehr Ergebnisse meiner Acetylenversuche angeführt werden, insoweit darüber noch nicht berichtet wurde.

Zunächst die Experimente mit Buchenzweigen »Stecklingskultur«.

Die erste Hauptversuchsreihe wurde begonnen am 5. Dezember 1915. Die Acetylenisierung dauerte 48 Stunden. An den Acetylenzweigen begann das Spreizen und Abfallen der Schuppen — genau so wie Lakon diesen Vorgang beschreibt — anfangs Jänner. Auch in der feuchten Warmhausluft — die Zweige wurden überdies häufig mit Wasser besprengt — fand eine völlige Knospenentfaltung an diesen Zweigen nicht statt; die Kontrollzweige zeigten nicht einmal das »Spreizen«.

(Erwähnt sei, daß ungefähr zu derselben Zeit ein ebensolches Spreizen der Knospenschuppen auf folgende Weise erzielt werden konnte:

Fagus-Zweige wurden »per Kopf« in Wasser getaucht, welchem auf 300 cm^3 je 2 cm^3 Ammoniak zugesetzt worden war. Diesem Ammoniak-Wasserbade, dessen Temperatur ungefähr 16° C. betrug, waren die betreffenden Zweige 24 Stunden hindurch ausgesetzt. Die Vergleichszweige — in

Leitungswasser ohne Ammoniakzusatz gebadet und ebenso auch »Luft«zweige, die nicht gebadet wurden — verharrten in vollkommener Ruhe.)

Die Acetylenversuche mit Buchenzweigen wurden im Jänner wiederholt. Nach einer Acetylenisierung vom 10. bis 13. Jänner (im Dunkeln) kamen die Zweige im Treibhaus ans Licht. Das beschriebene Spreizen der Schuppenblätter ging auffallend bald (ab 20. Jänner) vor sich, und zwar ganz allgemein und einheitlich. Aber schon um den 25. Jänner machte sich auch bei diesen Versuchen ein endgültiger Stillstand der Weiterentwicklung bemerkbar. Die Knospen an den Vergleichszweigen »spreizten« natürlich nicht im geringsten.

Wichtig erscheint das Ergebnis folgender, mit der vorhergehenden gleichzeitig verlaufenden Versuchsreihe: Eine große Anzahl von *Fagus*-Zweigen, dem gleichen Baume wie das Material des vorigen Experiments entnommen, wurde nicht drei, sondern fünf Tage lang ununterbrochen im Acetylenraum (im Dunkeln) gehalten, und zwar ab 8. Jänner. Im Treibhaus gelangten sie unmittelbar neben den oben erwähnten Zweigen im Licht zur Aufstellung. Der Beginn des Schuppenspreizens setzte eher etwas später ein als bei obigem Versuch, die Weiterentwicklung ging in diesem Falle jedoch auch nach dem 25. Jänner von statten, die Knospenschuppen fielen fast alle ab und insbesondere die Triebe der Terminalknospen zeigten bis zum 30. Jänner ein ziemlich lebhaftes Wachstum, so daß die jungen Laubblättchen einen gewissen Grad der Entfaltung aufzuweisen hatten. Dann aber trat auch diesmal plötzlich ein Stillstand im Wachstum ein und am 8. Februar, an dem einige typische Zweige photographiert wurden (Fig. 8), waren die jungen Triebe bereits im Absterben begriffen.[1] Dieses Versuchsergebnis scheint mir die Annahme wahrscheinlich zu machen, daß bei noch längerer Acetyleneinwirkung der Treiberfolg noch weiter angehalten hätte und daß bei den bisherigen Versuchen mit *Fagus* stets eine unteroptimale Acetylendosis, respektive Narkosedauer zur Anwendung gebracht wurde.

---

[1] Vgl. Johannsen, 1906, p. 41 und 42.

Hält man sich vor Augen, daß um diese Zeit Buchen-Topfpflanzen bei gleichwertiger Acetylenanwendung unter sonst gleichen Bedingungen noch viel weiter als die letzterwähnten Zweige zur Entwicklung gebracht werden können, nämlich zu völliger Blattentfaltung, so scheint uns aus all diesen Versuchen folgende Tatsache offenkundig hervorzugehen: Weder die Lichtmenge, noch der Grad der Luftfeuchtigkeit ist schuld an dem hartnäckigen Ruhen der Buchenknospen im Winter. Auch die Nährsalzmenge, die den Zweigen im Wasser geboten wird, dürfte kaum maßgebend sein, sonst würde der Treiberfolg an im gleichen Leitungswasser stehenden Zweigen kaum verschieden sein, je nach der Intensität der Acetylenvorbehandlung. Einzig und allein ausschlaggebend ist die Stärke eines geeigneten äußeren Reizes. Wirkt ein solcher Reiz von genügender Intensität ein, so erfolgt Frühtreiben. Der für die Buche wirksamste Reiz ist jedenfalls, dies haben die Versuche von Klebs ergeben, das Licht in einer bestimmten Intensität und Dauer (eine bestimmte Lichtmenge, Reizmenge), aber auch der Reiz, der bei genügend starker Acetylenisierung zur Anwendung kommt, kann die Ruhe der Buche ungemein frühzeitig aufheben, besonders dann, wenn nicht die schädlichen Einflüsse der Stecklingskultur das Austreiben erschweren, also bei Verwendung von bewurzelten Pflanzen. Um den günstigen Treiberfolg des Acetylenisierens auf *Fagus*-Topfpflanzen zu illustrieren, sei nur folgender Versuch mitgeteilt: Mit zwei, im Vergleich zu den Versuchspflanzen der Experimente, über die bereits berichtet wurde (l. c.), etwas älteren Buchenbäumchen[1] wurde in folgender Weise verfahren: Das eine wurde vom 8. bis zum 13. Jänner im Acetylenraum gehalten, dann kam es zugleich mit dem Vergleichsbäumchen, das unterdessen unter sonst gleichen Verhältnissen, aber in reiner Luft sich befunden hatte, im Warmhaus im Licht zur Aufstellung. Die Acetylenbuche entfaltete ihre Knospen ab 28. Jänner und war bereits nach etwa einer Woche vollkommen belaubt. Fig. 7 zeigt dieselbe und die Kontrollpflanze

---

[1] Sie hatten eine Höhe von etwa 80 *cm*.

am 20. Februar. Um diese Zeit hatten die Terminaltriebe der belaubten Buche eine Länge von zirka 10 bis 20 *cm* erreicht; die Kontrollbuche war noch völlig kahl, begann aber dann bald, ab 28. Februar, zahlreiche Knospen zu entfalten, so daß sie bis Mitte März mit Ausnahme einiger noch ruhender Zweige ebenfalls völlig belaubt erschien. Die Acetylenbuche war aber stets um ziemlich genau einen Monat in der Entwicklung voraus.

Zusammenfassend kann über das Ergebnis der Versuche über das Frühtreiben von Holzgewächsen mit fester Ruhe folgendes gesagt werden:

Durch (24stündigen oder besser) länger andauernden Aufenthalt in Acetylenluft lassen sich zur Zeit der Nachruhe Zweige von *Tilia* sp., *Fraxinus excelsior*, *Robinia Pseudacacia*, *Castanea sativa* und *Fagus silvatica* frühtreiben.

B. Über den lokalen Einfluß des Acetylens.

Von den meisten bisher angewendeten Treibverfahren ist bekannt geworden, daß sie auch streng lokal auf einzelne Teile größerer Zweigsysteme einwirken. Johannsen (1906, p. 55 u. f.) spricht von einer »lokalen Betäubung« durch Äther, Molisch (1909, p. 17) von einem »lokalen Einfluß des Bades«. Meine Verletzungsmethode (1911) beruht auf der lokalen Verletzung einzelner Knospen; dasselbe gilt von der Injektionsmethode Jesenko's (1911), von dem Stutzen der Knospen, das Klebs (1914) ausführte und von der Entschuppungsmethode v. Portheim's (1914).

Auch mit Acetylen konnten günstige Treiberfolge bei Lokalbehandlung erzielt werden. Die dabei benutzte Methode deckt sich im wesentlichen mit derjenigen, die Johannsen (1906, p. 36) in Anwendung brachte. Ich habe jedoch im Gegensatz zu Johannsen nicht den Hauptteil der betreffenden Stöcke der Narkose unterworfen und nur einzelne Zweige davon ausgeschlossen, sondern umgekehrt nur einzelne Zweige acetylenisiert, die Hauptmasse dagegen in reiner Luft gehalten. Die Acetylenzweige wurden in Glaszylinder eingeschlossen und durch eine Bohrung des abschließenden Stöpsels mittels Glasröhre und Schlauches aus einer (zur Gaserzeugung sehr

geeigneten) Woulfe'schen Flasche das Acetylen eingeleitet. Auf einen Wasserabschluß, wie ihn Johannsen verwendet, wurde verzichtet.

Diesbezügliche Experimente wurden mit positivem Erfolg mit einer Anzahl *Syringa*-Stöcken und einem größeren Bäumchen von *Tilia platyphyllos* angestellt. Daß nicht etwa die in dem verschlossenen Glaszylinder entstehende höhere Luftfeuchtigkeit das vorzeitige Austreiben der betreffenden Zweige bewirkte, geht aus Kontrollversuchen hervor, bei denen in die Glaszylinder kein Acetylen eingeleitet wurde.

Eingehender geschildert soll nur der Versuch mit der Linde werden.

Der junge *Tilia platyphyllos*-Baum war 1·70 *m* hoch und bei reicher Verzweigung ungefähr 1 *m* breit, an der Basis über der Erde maß der Stammumfang 15 *cm*. Er wurde seit 2 Jahren in einem großen Kübel (Höhe 36 *cm*, obere lichte Weite 40 *cm*) in guter Gartenerde gezogen. In der Vegetationsperiode 1915 hatte er sich, was Belaubung und Laubfall betrifft, normal verhalten; nur ist hervorzuheben, daß er im Juni 1915 reich und einheitlich an allen Langtrieben Blütenstände zur Entfaltung brachte, der Fruchtansatz war mäßig. Im November 1915 kam er in einem ungeheizten, ziemlich düsteren Gang des Instituts aus dem Freien zur Aufstellung. Die Acetylenisierung eines einzelnen Zweiges erfolgte vom 25. bis zum 28. Dezember in einem kühlen Zimmer bei etwa 10° C. Der Baum blieb nachher daselbst eine Woche stehen, wobei die Temperatur in diesem Raume bis auf 6° C. sank; dann erst kam er in das Warmhaus. Der Beginn des Treibens des Acetylenzweiges stellte sich am 12. Jänner ein, die Blattentfaltung ab 22. Jänner. Um einige Tage später entfalteten sich auch einige Hauptknospen, die ihre Lage unmittelbar neben dem Kautschukstöpsel hatten, der die Glasröhre (Acetylenraum) abschloß. Der Verschluß war aber, wie schon während der Acetyleneinwirkung am Geruch erkannt wurde, nicht so dicht, daß er ein Ausströmen des Acetylens völlig verhindert hätte. Die Wirkung, die die ausströmenden Gasmengen auf die benachbarten Knospen (die jedoch einem anderen Zweigsystem als der in der

Glasröhre eingeschlossenen Art angehörten) ausübten, genügte, um ebenfalls einen, wenn auch geringfügigeren, so doch deutlichen Frühtreiberfolg auszulösen; alle übrigen Knospen des jungen Bäumchens zeigten erst um (zwei bis) drei Wochen später die ersten Merkmale des Treibens (vgl. Fig. 6).

Dem Versuchsergebnis ist folgendes zu entnehmen:

1. Das Acetylen wirkt streng lokal; nur die von der Acetylenatmosphäre umspülten Knospen treiben vorzeitig.

2. Auch bedeutend geringere als die optimalen Acetylendosen kürzen die Ruheperiode merklich ab.

3. Die Acetylenisierung »greift« selbst dann an, wenn sie in relativ kühlen Räumen (bei etwa 10° C.) vorgenommen wird.

4. Der Acetylen-»Rausch« macht nicht unmittelbar einer Ernüchterung Platz; die Einwirkung des Acetylens bleibt also einige Zeit hindurch latent erhalten.[1]

Das Verfahren des lokalen Treibens verdient mehr als bisher Beachtung in bezug auf weitere Untersuchungen über das Problem der Ruheperiode überhaupt. Ganz besonders bei größeren Topfpflanzen sind wir mit Hilfe des lokalen Treibens in der Lage, bei unseren einheimischen Holzgewächsen künstlich Verhältnisse zu schaffen, wie sie in der Natur in der Regel nur bei tropischen Bäumen realisiert sind: »Ungleichzeitiger Übergang der Endknospen einzelner Zweige oder Zweigsysteme aus dem ruhenden in den aktiven Zustand« (Schimper, 1908, p. 265).

Man kann so also auf einfache Weise Entwicklungszustände erzielen, wie sie Schimper (l. c., p. 266) an Bäumen temperierter Zonen, die in die Tropen versetzt wurden, beobachtet hat und wie sie Klebs bei der Buche mit Hilfe der Lichtmethode (1914) verwirklichen konnte. An solchen Bäumen, an denen die einen Äste ein lebhaftes Treiben aufweisen, während sich andere noch in völliger Ruhe befinden, lassen sich jedenfalls eine Reihe interessanter Beobachtungen über Korrelationserscheinungen und insbesondere über die Lebensdauer der Blätter und die Ruhedauer der Knospen anstellen. So hat z. B. die weitere Entwicklung des durch die Acetylen-

[1] Vgl. Johannsen, 1906, p. 38 u. f. und Molisch, 1909, p. 21.

Lokalbehandlung frühgetriebenen *Tilia*-Einzelzweiges folgende merkwürdige Erscheinung ergeben.

An dem genannten Zweige entwickelten sich die jungen Triebe ungemein rasch und schon in den letzten Jännertagen zeigten sich in den Achseln der neuen Blätter, bevor diese noch ihre definitive Ausbildung erlangt hatten, ansehnliche Anlagen von Blütenständen; auch diese wuchsen ungemein rasch heran, so daß sie gleichzeitig mit ihren Stützblättern am Ende der ersten Februarwoche »ausgewachsen« schienen. Im ganzen kamen elf Blütenstände zur Ausbildung. Die Zahl der Einzelblüten an jedem schwankte zwischen zwei und sechs. Neben den Blütenständen traten in den Achseln der betreffenden Tragblätter die nächstjährigen Winterknospen hervor, die jedoch normal »geschlossen« blieben und nicht das geringste Anzeichen einer Syllepsis aufzuweisen hatten. Anfangs Februar begannen alle übrigen 1915-Winterknospen, die nicht acetylenisiert worden waren, einheitlich und rasch auszutreiben, so daß sich das Bäumchen bis Mitte Februar völlig mit Laub bedeckt hatte. In den Achseln der Blätter aller dieser Reinelufttriebe zeigten sich bis Ende März (Abschluß der Arbeit) keine Blütenstandanlagen.[1] Gleichzeitig mit dem Eintritt der allgemeinen Belaubung gelangte die Entwicklung der Blütenstände des Acetylenzweiges zum Stillstand. Das täglich erwartete Aufblühen erfolgte nicht und ab 16. Februar begannen die Blütenstände einzuziehen und abzufallen. Nur ein einziger von ihnen erhielt sich frisch und seine Blüten öffneten sich in der Zeit zwischen 7. und 10. März 1916.

Die auffallende Erscheinung der frühzeitigen Ausbildung der Lindenblütenstände am »Acetylenzweig« läßt sich, streng genommen, nach der Terminologie von Späth (1912) weder als Syllepsis noch als Prolepsis bezeichnen; den sylleptischen Trieben nähert sie sich insofern, als es sich dabei um Blattachselprodukte handelt, die sich fast gleichzeitig mit ihren Tragblättern entwickeln. Nach Schumann (1890) gehört bei *Tilia* der Blütenstand dem Achselsproß aus einem diesjährigen

[1] Auch später kamen keine Blütenstandanlagen zur Ausbildung. Anm. bei der Korrektur.

Blatte an; er ist aber nicht der unmittelbar hervortretende Achselsproß, der Vegetationskegel streckt sich vielmehr in die Quere und zerfällt durch eine parallel zu seiner kleinen Achse verlaufende Furchung in zwei ungleiche Teile. Der eine davon gibt den Grundstock für die nächstjährige Knospe ab, der andere ist der erste Anfang des Blütenstandes. Demnach wächst in unserem Falle der eine Teil (Blütenteil) des ursprünglich einheitlich angelegten Achselsprosses fast gleichzeitig mit seinem Stützblatt aus, der andere Teil (nächstjähriger Sproßteil) geht in den Ruhezustand über und schließt sich zur Winterknospe.

Es bestehen jedenfalls zwei Deutungsmöglichkeiten für das vorzeitige Erscheinen der Blütenstände. Es könnte sich dabei um eine Nachwirkung der Acetylennarkose handeln, etwa so, daß unter dem Einfluß derselben Stoffe gebildet worden sind, die zunächst das Frühtreiben der 1915-Winterknospen veranlaßt, dann aber, noch weiter wirkend, die Blütenstandsanlagen ebenfalls vorzeitig zur Entwicklung gebracht haben. Die andere Erklärungsmöglichkeit ist wohl die: Durch das frühzeitige Austreiben vor allen anderen Ästen stand dessen jungen Trieben eine modifizierte »Nahrung« zur Verfügung und das könnte wieder das Frühtreiben der Blütenstände veranlaßt haben. (Auf den hierhergehörigen Fragenkomplex soll nicht eingegangen werden, doch sei verwiesen auf den Artikel »Fortpflanzung der Gewächse« von Klebs [1913] und auf die Ausführungen Goebel's [1913, p. 97].)

Gegen letztere, von vornherein sonst recht plausible Annahme scheint mir allerdings zu sprechen, daß an den Trieben, die aus denjenigen Knospen hervorgingen, welche durch das ausströmende Acetylen, wie oben angegeben, ebenfalls frühzeitig und vor allen übrigen[1] zum Austreiben veranlaßt wurden, kein einziger Blütenstand zur Entwicklung kam. Es ist demnach doch vielleicht die Wirkung einer bestimmten (höheren) Acetylendosis und nicht die modifizierte Nahrungszufuhr für das Frühtreiben der Blütenstände verantwortlich zu machen.

[1] Vgl. Fig. 6.

Daß die Blütenstände[1] nicht zum Aufblühen kamen, vielmehr frühzeitig abfielen, stimmt mit älteren Beobachtungen Müller-Thurgau's wohl überein, wonach an bei höherer Temperatur getriebenen Pflanzen die Blüten nicht selten stecken bleiben (vgl. Goebel, Organographie, I., p. 183 [1898]).

Nach Schumann (l. c.) erzeugt bei der Linde »das unterste Blatt jedes Jahrestriebes in der Regel keinen Blütenstand.« Am Acetylenzweig brachten die zwei Langtriebe auch in den Achseln der untersten Blätter Blütenstände hervor. Schumann hebt ferner hervor (1904, p. 432), daß die Blütenstände »in den Achseln der Blätter an Langtrieben« stehen.[2] Am Acetylenzweig entwickelten sich auch an Kurztrieben Infloreszenzen.

Die beschriebene tatsächliche Erscheinung kann folgenderweise zusammengefaßt werden:

An dem durch Acetylen frühgetriebenen Zweigsysteme entwickelten sich fast gleichzeitig mit den Tragblättern also vorzeitig in deren Achseln Blütenstände, und zwar sowohl an Lang- als auch an Kurztrieben und an ersteren auch in der Achsel des untersten Laubblattes; an allen anderen zirka um drei Wochen später zur Belaubung gelangenden Zweigen kamen keine Blütenstände zur Ausbildung.

Es sei schließlich noch erwähnt, daß am 21. Februar, zu einer Zeit, zu der die Triebbildung der genannten Linde im allgemeinen bereits abgeschlossen war, am ganzen Bäumchen 1092 ausgebildete Blätter gezählt wurden; davon entfielen auf den Acetylenzweig 18 Blätter und in den Achseln von elf der letzteren traten Blütenstände auf, in den Achseln der übrigen 1074 Blätter aber kein einziger. Es kann daher als ausgeschlossen gelten, daß die Ausbildung dieser Blütenstände am Acetylenzweig eine zufällige Erscheinung gewesen sei.

2. Über Frühtreiben mit Wasserstoffsuperoxyd.

»Die Zahl der Stoffe, die ruhende Pflanzenteile zu raschem Austreiben veranlassen können ist jedenfalls eine viel größere

[1] Mit Ausnahme eines einzigen.

[2] Im Original steht »aus« Langtrieben, was jedenfalls ein Druckfehler ist.

als man bisher vermutet hat« (Molisch, 1916, p. 2).[1] Es drängt sich daher immer mehr der Verdacht auf, daß die Wirkung der verschiedenen Treibverfahren keine spezifische ist, sondern daß eben jeder Reiz von einer bestimmten Intensität frühtreibend wirkt. Wenn dem so ist, so muß das theoretische Interesse, das bisher den einzelnen Treibmethoden zukam, ganz in den Hintergrund treten, denn dann könnte man nicht mehr erwarten, durch die Analyse der einzelnen Treibverfahren einen Einblick in die Vorgänge zu erlangen, die zur Ruhe führen und aus dieser heraus. Heute sind wir jedoch jedenfalls noch nicht so weit mit Bestimtheit sagen zu können, es sei gänzlich irrelevant, welcher Art das Reizmittel ist, das, in genügender Intensität angewendet, die Ruheperiode abkürzt. Schon um diese Annahme zu beweisen, müßte vorerst noch das Suchen nach neuen Frühtreibverfahren fortgesetzt werden.

Mit Rücksicht darauf soll abermals über ein neues Treibmittel in Kürze berichtet werden, und zwar über Frühtreiben mit H_2O_2. Praktische Bedeutung dürfte diesem neuen Verfahren wohl nicht zukommen und sind ja überhaupt die beiden von Molisch ausgearbeiteten Verfahren — die Warmbadmethode (1909) und die Rauchtreibmethode (1916) — als so vollkommen zu bezeichnen, daß sie kaum in Bälde durch Praktischeres und Einfacheres ersetzt werden dürften. Im Laboratorium zu Demonstrationszwecken verdient die H_2O_2-Methode wegen ihrer bequemen Durchführbarkeit immerhin einen Platz neben den anderen Verfahren.

Die Methode besteht darin, daß die ruhenden Zweige — nur mit solchen wurde bisher experimentiert — bei Zimmertemperatur für mehrere Stunden in wässerigen Lösungen von käuflichem (10prozentigem) H_2O_2 untergetaucht belassen werden; es handelt sich also um ein Bad in H_2O_2-Wasser. Die Temperatur des Bades schwankte mit der des Baderaumes zwischen 16 und 20° C. Es ist dies also jedenfalls kein »Warmbad«, auch haben Kontrollversuche, wobei Zweige

[1] Molisch bezeichnet solche Stoffe als »Treibstoffe«. (Umschau, 1916, p. 233).

in gleichwarmem, aber H_2O_2-freiem Wasser gebadet wurden, ergeben, daß diese Vergleichszweige nicht (oder wenigstens nicht wesentlich) früher trieben als »Luft«-Zweige, die keinem Bade unterworfen worden waren.

Als Badewannen kamen größere Zylinder-(Stand)gläser zur Benutzung. Waren die zu badenden Zweige kurz, so konnten sie darin ganz untergetaucht werden, waren sie länger, so wurden sie »per Kopf« in die Lösung gesteckt; die basalen Teile ragten dagegen in die Luft, nach Beendigung des Bades wurde im letzteren Falle stets an jedem Zweige eine frische Schnittfläche angebracht, bevor er als »Steckling« in Leitungswasser weiter gezogen wurde. Das Baden und nachher das Treiben erfolgte im Lichte im Experimentier-warmhaus des Instituts.

Mit den Versuchen wurde im Jänner begonnen und mithin konnte nur eine spättreibbare Pflanze verwendet werden, und zwar wählte ich als Versuchspflanze *Tilia* sp.; insofern es sich hierbei nicht um die Erprobung einer für Praktiker bestimmten Methode handelt, dürfte diese Einseitigkeit nicht zu sehr ins Gewicht fallen, mit anderen Pflanzen konnten nämlich nur einige orientierende Versuche gemacht werden, worüber nur gesagt werden soll, daß bei *Castanea vesca* kein positiver Erfolg zu erzielen war, bei *Fraxinus excelsior* nur ein schwacher, vielleicht wegen der bereits vorgeschrittenen Jahreszeit (Februar). Mit *Tilia* habe ich jedoch mit reichlichem gleichmäßigem Material (zirka 400 Zweigen) experimentiert und, wie zu zeigen ist, mit H_2O_2 einen sehr bemerkenswerten einheitlichen Treiberfolg erzielt.

Die erste Hauptversuchsreihe wurde am 12. Jänner eingeleitet und die Zweige dabei 24 Stunden lang in fünfprozentiger H_2O_2-Lösung gebadet. Als Kontrollzweige dienten zwei Gruppen von *Tilia*-Ästen. Die eine gelangte direkt aus dem Freien ohne vorhergehendes Bad am 12. Jänner ins Warmhaus, die andere erst nach einem 24stündigem Bade in Leitungswasser. Alle Zweige beider Vergleichsgruppen brachten ihre Knospen gleichzeitig zur Entwicklung, und zwar nach der ersten Februarwoche; die H_2O_2-Zweige dagegen um etwa zwei Wochen früher (Fig. 3).

Die zweite Hauptversuchsreihe nahm den Anfang am 23., respektive 25. Jänner. Je eine Anzahl von *Tilia*-Zweigen wurde einem Bade unterworfen in 10-, 5-, 2·5-, 1- und $^1/_2$prozentiger H_2O_2-Lösung, die Kontrollzweige in Leitungswasser und destilliertem Wasser; auch »Luft«zweige kamen vergleichsweise zur Aufstellung. Die Dauer des Bades in den genannten Lösungen betrug 18, respektive 6 Stunden. Der maximale Unterschied in der Entwicklung konnte am 10. Februar notiert werden, und zwar waren weitaus am weitesten vorausgeeilt die 18 Stunden hindurch in zehnprozentigem H_2O_2 gebadeten Zweige. Von den übrigen Zweigen, die ein 18stündiges Bad durchgemacht hatten, wiesen die aus der fünfprozentigen H_2O_2-Lösung noch einen Entwicklungsvorsprung von 3 bis 4 Tagen auf, die aus der 2·5% nur mehr einen eben noch merklichen, die anderen jedoch keinen gegenüber den Vergleichszweigen. Von den nur 6 Stunden gebadeten Ästen kamen ausschließlich die aus dem zehnprozentigen H_2O_2-Bad vorzeitig zur Blattentfaltung.

Das Ergebnis beider Versuchsreihen läßt sich dahin zusammenfassen: Durch längeres Baden in zehn- (respektive fünf-)prozentiger H_2O_2Lösung bei Zimmertemperatur können *Tilia*-Zweige zur Zeit der Nachruhe vorzeitig zur Entwicklung der Knospen gebracht werden.

Es ist derzeit nicht unsere Absicht, das Wesen der frühtreibenden Wirkung des H_2O_2 zu erörtern, da eine diesbezügliche Diskussion sich vorläufig auf rein hypothetischem Gebiet bewegen müßte, zumal über die Rolle des Wasserstoffsuperoxyds, dem bekanntlich von Chodat und Bach eine allgemeinere Bedeutung zuerkannt wird, noch keineswegs Klarheit herrscht. Es soll nur kurz folgendes angeführt werden:

Pfeffer (1889) hat den Einfluß von H_2O_2 auf die lebende Zelle erstmalig eingehend studiert. Er ist der Ansicht (p. 395), es bestehe kein Zweifel, »daß H_2O_2 in das Protoplasma aller Zellen seinen Weg findet...« (p. 396). »Nach der ganzen Sachlage kann es nicht zweifelhaft sein, daß die ....Oxydationen durch das Wasserstoffsuperoxyd direkt nach Maß-

gabe seines Eintrittes in den Zellsaft ausgeführt werden; daß also dieses Reagens nicht etwa indirekt, indem es als Reiz wirkt, physiologische Prozesse in der lebenstätigen Zelle veranlaßt, welche erst die Oxydationen ausführen«. Hervorgehoben sei, daß nach Eintauchen der Zweige in die H_2O_2-Lösung sofort lebhafte Gasentwicklung eintritt, die im wesentlichen ziemlich unvermindert die ganze Versuchsdauer hindurch anhält; kocht man die Zweige aber vorher ab, so tritt keine Zersetzung des H_2O_2 ein. Schon Pfeffer (l. c., p. 410) hat darauf aufmerksam gemacht, daß durch Abkochen die Bedingungen zerstört werden, die das H_2O_2 zur energischen Oxydation befähigen.«

3. Über die Verlängerung der Ruheperiode durch Warmhauskultur.

Jost (1894) hat beobachtet, daß die Buche durch Dunkelkultur ein volles Jahr am Austreiben verhindert werden kann. Nach Klebs (1914, p. 35) ist die mangelhafte Ausbildung des Wurzelsystems und die dadurch bedingte »ungenügende Zufuhr von Wasser und Nährsalzen« schuld an dem überlangen Ruhen seiner »Buche VIII«, bei der erst »Anfang September die alten vorjährigen Ruheknospen auszutreiben« begannen. Semon (1904, p. 63) berichtet über einen Buchenkeimling, der vom Frühjahr 1903 an »in einer möglichst gleichmäßigen Temperatur kultiviert wurde«. Er trieb erst Mitte Juni 1904 aus. Semon selbst erklärt die Verspätung im Austreiben »aus der Schädigung, die die Pflanzen dadurch erlitten haben, daß sie der winterlichen Abkühlung gänzlich entzogen worden sind«.

Diesen Literaturangaben ist zu entnehmen, daß Versuche, die über weitgehende Verlängerung der Ruhe exakten Aufschluß geben, bisher nur mit spärlichem Material durchgeführt wurden und daß die Meinung über die Ursache dieser Verlängerung keineswegs übereinstimmen. Die eine Tatsache ist allerdings durch die Angaben verschiedener Autoren und insbesondere durch die eingehenden Untersuchungen von Molisch (1909, Warmbadmethode, II. Teil, p. 24 u. f.) bereits sichergestellt, »daß viele Holzgewächse, die relativ früh, im

Oktober oder Anfang November ins Warmhaus gestellt und dadurch der niederen Temperatur des Herbstes und Winters entzogen werden, im Warmhaus viel länger zum Austreiben brauchen als die, welche niedere Temperatur einige Zeit genossen haben« (Molisch, l. c., p. 31).

Einen kurzen Beitrag zur Frage nach dem Einfluß der Temperatur und der Warmhauskultur im allgemeinen auf die Dauer der Ruhe sollen die folgenden Zeilen liefern. Sie berichten über Versuche, die ich in den Jahren 1909 bis 1911 am Wiener Pflanzenphysiologischen Institut ausgeführt habe.

Als Versuchspflanzen dienten dreijährige Bäumchen von *Tilia* sp. und *Fraxinus excelsior*. Diese wurden Ende Oktober aus dem Versuchsgarten »Hütteldorf« der k. k. Hochschule für Bodenkultur bezogen. Sie besaßen ein stark entwickeltes, im wesentlichen unverletztes Wurzelsystem und wurden in hinreichend großen Töpfen in gute Gartenerde gepflanzt. Die einzelnen Exemplare der jungen Bäumchen der genannten Gattungen wurden bei verschiedenen Temperaturen gezogen, sonst aber gleicher Behandlung ausgesetzt und keinem sogenannten Frühtreibverfahren unterworfen. Sowohl von den Eschen als auch von den Linden konnten 30 Topfpflanzen verwendet werden.

1. Ein Teil kam am 27. Oktober 1909 ins Warmhaus. Diese Pflanzen blieben daselbst ununterbrochen bis zum Öffnen der Knospen. Dieses erfolgte Anfang Jänner 1911, also nach einer Ruhe von etwa 15 Monaten (vom Zeitpunkt der Entlaubung an gerechnet).

2. Andere Bäumchen standen ebenfalls ab 27. Oktober 1909 im Warmhaus, doch kamen sie im Jänner 1910 für 20 Tage ins Freie. Das Öffnen der Knospen erfolgte Ende Mai 1910, also nach einer Ruhe von von etwa $7^1/_2$ Monaten.

3. Wieder andere wurden am 27. Oktober 1909 ins »Kalthaus« gestellt und blieben dort bis zum 10., respektive 28. Jänner 1910. (Im Kalthaus war die mittlere Temperatur etwa +8° C., das Maximum +12° C., das Minimum während einer Nacht +2° C.) Nach diesem Termin wurden sie zum »Treiben« ins Warmhaus überführt. Öffnen der Knospen Mitte März 1910.

4. Bäumchen vom 27. Oktober 1909 bis 8. Jänner 1910 im Arkadenhof der Universität im Freien, die Töpfe in den Boden eingesenkt, dann ins Warmhaus. Öffnen der Knospen ab Ende Februar 1910.

Im wesentlichen trieben die einzelnen Exemplare der gleich behandelten Eschen und Linden auch ziemlich gleichzeitig aus; nur von den unter 1. genannten Bäumchen gingen vereinzelte vor dem Austreiben ein.

Die Ergebnisse der Versuchsreihen sind folgende:

1. Linden- und Eschenbäumchen, die ab Ende Oktober dauernd im Warmhaus kultiviert werden, entfalten ihre Knospen erst nach einer Ruhe von 15 Monaten (ab Laubfall gerechnet); ab Knospenschluß dauert die Ruhe in diesem Falle also etwa 18 bis 19 Monate. Es können demnach typische Winterknospen [Terminalknospen] ähnlich wie schlafende Knospen ungemein lange ruhen, ohne die Treibfähigkeit einzubüßen.

2. Die relativ kurz anhaltende Einwirkung winterlicher Temperaturen verkürzt die Ruhezeit im Vergleich zu derjenigen ununterbrochen im Warmhaus befindlicher Pflanzen um ungefähr die Hälfte.

3. Nach Einwirkung von niedrigen, jedoch über 0° gelegenen Temperaturen (Kalthaustemperaturen) erfolgt das Austreiben nur unwesentlich später als nach dem Einfluß der Wintertemperatur im Freien.

Warum unter den (Temperatur-)Verhältnissen im Warmhaus die Ruhe derartig lange anhält, ist keineswegs klar. Simon (1906, p. 46/47) sieht in der im Warmhaus gesteigerten Atmung eine mögliche Erklärung: »Übrigens kann uns die hohe Atmungsintensität im Winter auch die Tatsache erklärlich machen, daß Pflanzen, welche längere Zeit vor Beendigung ihrer Ruhezeit zum sogenannten Treiben in warme Räume gebracht werden, mit der Zeit derart leiden, daß sie später gar nicht oder nur dürftig austreiben. Die zur Entwicklung der Knospen notwendigen Kohlehydrate sind dann eben zum größten Teil veratmet, wenn die Pflanzen ihrer inneren Disposition nach fähig wären, ihre Knospen zu entfalten. In der Tat erhält diese Ansicht eine Bestätigung

durch die Beobachtung von A. Fischer. Es fand dieser Forscher einen Ast von *Tilia,* welchen er bereits im Oktober in ein warmes Zimmer gebracht hatte, im Dezember stärkefrei und nahm an, daß die Stärke veratmet sei. Trotz günstigen Aussehens hatte der Ast die Fähigkeit verloren auszutreiben«.

Dieser hier nach Simon zitierten Beobachtung Fischer's kann nach meiner auf breiterer Basis ruhenden, aus den mitgeteilten Experimenten gewonnenen Erfahrung keinesfalls allgemeine Bedeutung zukommen; der Verlust der Austreibfähigkeit des von Fischer kultivierten Lindenastes beruht jedenfalls nur auf den Schädlichkeiten der Stecklingkultur. Ich habe einzelne Exemplare der oben erwähnten, so überaus lange im Warmhaus ruhenden Bäumchen zur Zeit des Beginnes ihres Austreibens — am 27. Jänner 1911, also nach genau 15monatlichem »Ruhen« im Warmhaus — auf ihren Stärke- und Fettgehalt hin untersucht und teile hier den anatomischen Befund mit. (Die Reservestoffmenge bezeichne ich mit Ziffern 0 bis V nach einer Skala, die ich bei meinen »Untersuchungen über die Wandlungen des Stärke und Fettgehaltes« [1909, p. 38] angewendet habe.)

1. *Fraxinus*
- Stamm
  - Holz: Stärke II.
  - Rinde: Stärke II bis III.
- Wurzel
  - Holz, Rinde: Stärke V.
- Knospen
  - Achsen, Blatt: Anlagen: Stärke IV.

2. *Tilia*
- Stamm, Holz und Rinde: Stärke II bis III, Fett 0 bis I.
- Wurzel, Holz und Rinde: Stärke III bis IV, Fett 0.
- Knospen: Stärke 0 bis I, Fett V. Die Knospen im Warmhaus sind in allen ihren Teilen nach 15-monatigem Ruhen ebenso fettreich wie Winterknospen im Jänner im Freien.

Um einen Mangel an organischem Reservestoffmaterial, zumindest was Stärke und Fett betrifft, kann es sich nach diesen Befunden bei dem Sitzenbleiben der Knospen im Warmhaus nicht handeln. In bezug auf die Temperatur und

Feuchtigkeitsverhältnisse waren die Eschen und Linden im Warmhaus gewiß ziemlich abnormalen Verhältnissen ausgesetzt. Dieselben für die genannten Pflanzen schlechtweg als schädlich zu bezeichnen, geht aber deswegen wohl nicht an, weil Linden und Eschen, einmal aus der Ruhe getreten, sich an die Warmhausverhältnisse gut anpassen und stets kräftig weiter entwickeln. Es scheint uns also immer noch das Richtigste, den Ausfall der niederen Temperaturen für die Verlängerung der Ruhe verantwortlich zu machen. Daß die Kälte frühtreibend wirkt, ist eine allbekannte Tatsache, die insbesondere auch von Howard (1906) experimentell studiert wurde. Dieser Autor erörtert auch die Frage, auf welche Weise der Frost wirksam ist (l. c., p. 102), ohne allerdings zu einer befriedigenden Erklärung zu gelangen. Ohne zu verkennen, damit vorläufig nur wenig zum Verständnis der Frage beizutragen, soll doch unsere persönliche Ansicht insoweit kurz geäußert werden, daß wir den Treiberfolg der »Kälte« als »Reiz«wirkung auffassen zu können glauben.

Es ist das Verdienst Simon's (1914, p. 179), erstmalig darauf hingewiesen zu haben, daß (das Zustandekommen und insbesondere) die Dauer der Ruheperiode möglicherweise bestimmt wird durch die Anhäufung von Spaltungsprodukten des Stoffwechsels, sogenannten Ermüdungsstoffen; mit anderen Worten, daß die Ruhe die Folge einer Ermüdung ist.

Diese Anschauung Simon's entspricht insofern vollkommen meiner eigenen Meinung, als ich die Ruheperiode für ein lang hingezogenes relatives Refraktärstadium im Sinne Verworn's (1909, p. 560 und 1913, p. 914) halte. Während des Refraktärstadiums wird die Erregbarkeit allmählich wieder hergestellt (vgl. auch Simon, l. c.). Das Ruhe-Refraktärstadium ist aber kein absolutes, bei dem das Objekt für jede, »auch für die größte Reizstärke unerregbar ist«, sondern nur ein relatives, bei dem das Objekt »nur für eine gewisse niedrige Reizstärke refraktär ist.« Bei Warmhauskultur erreicht zunächst kein Reiz die nötige Intensität, wird aber durch Anwendung irgendwelcher Frühtreibmethode die Reizschwelle für die jeweilige Phase des Ruhe-Refraktärstadiums überschritten, so tritt das »Erwachen« aus der

Ruhe ein; »von selbst« im Warmhaus aber erst, wenn das Refraktärstadium gänzlich ausgeklungen ist, wenn, wie Simon (l. c.) sagt, die Ermüdungstoxine allmählich nach Einstellung der Arbeit geschwunden sind. Meine diesbezügliche hypothetische Auffassung kann jedoch an dieser Stelle nicht ausführlicher dargelegt werden. (Es soll nur noch betont werden, daß die in der ersten Mitteilung über die Acetylenmethode (1916) geäußerte Ansicht, die Narkotika wirken im Sinne der Verworn'schen Erstickungstheorie, mit der hier vertretenen Auffassung nicht im Widerspruch steht. In der Narkose entstehen, so haben wir angenommen, neben den mit den sogenannten Ermüdungsstoffen mehr oder weniger identischen Stoffwechselprodukten auch »Reizstoffe«, die nach beendigter Narkose das Wachstum stimulieren und, da ihre Wirkung die Reizschwelle für das relative Refraktärstadium überschreitet, das Frühtreiben einleiten.)

4. Zur Frage nach der Bedeutung der Nährsalze in Beziehung auf die Ruheperiode.

Die Beobachtungen von Haberlandt, Schimper, Volkens u. a. in den Tropen haben es wahrscheinlich gemacht, »daß das Klima nicht als Urheber der Periodizität angesprochen werden könne« (Simon, 1914, p. 73).

Die Knospen unserer Holzgewächse befinden sich zu Anfang des Winters nicht in durch niedere Temperaturen oder Trockenheit erzwungener Ruhe; dies hat wie bekannt das Experiment ergeben. Die »Zwangszustandstheorie« hat aber auch andere Formen angenommen: Man sprach von einem »Hungerzustand«, von einem Mangel an Zucker, von einem mangelhaften Reifezustand des Holzes, der die Knospen am Austreiben verhindert. Auch diese Hungertheorie ist heute ziemlich allgemein fallen gelassen worden (Johannsen, 1906 und 1914). Vor kurzem (1914) hat Klebs für die Buche eine neue Form der Zwangszustandtheorie aufgestellt, indem er sagt (p. 52): »Das Tageslicht im Winter von Oktober bis Februar ist ungenügend für das Austreiben der Buchenknospen.« Ich habe (1916, Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft) dieser Annahme entgegengehalten, daß es auch

bei diesem »ungenügenden« Winterlicht mit Hilfe der Acetylenmethode gelingt, die Buche zum Treiben zu veranlassen. Abgesehen von der Buche ist aber nach Klebs (1913 und 1915) und Lakon (1915) die Ruhe unserer und auch der tropischen Holzgewächse nicht auf Lichtmangel, sondern auf Nährsalzmangel zurückzuführen. Dies ist die neueste und interessanteste Fassung der Zwangszustandstheorie.

Die Nährsalzmangeltheorie tritt gewissermaßen in zwei Fassungen auf. Zunächst soll auf diejenige eingegangen werden, die durch folgende Sätze charakterisiert ist:

Die Ruhe tritt dann ein, »wenn für eine gegebene spezifische Struktur der Nährsalzgehalt des Bodens[1] unter ein gewisses Minimum sinkt« (Klebs, 1913, p. 29). Der Gedanke liegt sehr nahe, »daß Schwankungen im Nährsalzgehalt des Bodens für den Eintritt von Wachstum, beziehungsweise Ruhe entscheidend sein können. Man denke sich einen tropischen Baum in dem Zeitpunkt, wo er alle seine Blätter entfaltet, auf Kosten der vorher etwa aufgespeicherten Nährsalze, sowie der direkt aus dem Boden bezogenen. Da der Gehalt an löslichen Nährstoffen auch in den Tropen ein begrenzter ist, so kann bei starkem Verbrauch dieser Gehalt unter ein gewisses Minimum sinken, der Baum gerät allmählich in Ruhe. Langsam diffundieren die Salze aus tieferen Lagen nach dem erschöpften Boden oder sie werden durch Zerstörung alter Blätter und Zweige frei. Der Nährsalzgehalt steigt über das Minimum, der Baum kann von neuem Wachsen« (l. c., p. 28).

Für diese Formulierung der Nährsalzmangeltheorie sind zwei Momente wesentlich: 1. Maßgebend ist der Nährsalzgehalt des Bodens, demnach ein typischer Außenfaktor im gewöhnlichen Sinne des Wortes, also ein Faktor, der außerhalb der ganzen Pflanze gelegen ist. 2. Dieser Außenfaktor ist nicht konstant, die Nährsalzmenge des Bodens ist vielmehr rhythmischen Schwankungen unterworfen. Es würde sich nach dieser Auffassung von Klebs mithin bei der Ruheperiode um einen »sekundären« Rhythmus (im Sinne von Munk [1914, p. 623]) handeln, der »infolge rhythmischer Beeinflussung

[1] Von mir gesperrt.

eines konstant vor sich gehenden Geschehens durch die Außenwelt« entsteht. Es liegt die Frage nahe, was ist denn eigentlich das primäre, der Rhythmus im Außenfaktor (= Nährsalzgehalt des Bodens) oder der Rhythmus in der Intensität des Verbrauches. Nach dem angeführten Zitat von Klebs würde man ja eher glauben, primär sei der Rhythmus im Verbrauch; von einem primären, also von der Pflanze unabhängigen Rhythmus im Außenfaktor könnte man doch wohl nur reden, wenn etwa durch irgendwelche klimatische Einflüsse oder durch Entnahme von seiten anderer Organismen der Nährsalzgehalt des Bodens rhythmischen Schwankungen unterworfen wäre. Auch Jost (1912, p. 649) hält anscheinend den Rhythmus im Verbrauch für das primäre, wenn er sagt, es fehlt der Nachweis, daß das Nährsalzdefizit »wirklich durch die Außenwelt bedingt ist«. Klebs (1913, p. 29) wendet sich aber gegen diese Ansicht[1] und ist also der Auffassung, primär ist der Rhythmus des Außenfaktors.

Munk (1914) hat mit Recht betont, daß auch unter konstanten Außenbedingungen Rhythmen entstehen können; diese nennt er »primäre«. In unserem Falle wäre es ein primärer Ryhthmus, wenn die Ruheperiode zustande käme, bei Konstanz des Nährsalzgehaltes des Bodens.

Uns interessiert aber hier zunächst nicht die Frage, ob die Ruheperiode ein primärer oder sekundärer Rhythmus im obigen Sinn ist, sondern die andere Frage, ist die »außen« (= im Boden) gebotene Nährsalzmenge überhaupt für das Zustandekommen der Ruhe maßgebend, und welche Rolle spielt sie dabei?

Wodurch ist eigentlich nach Klebs bewiesen, daß der behandelte Außenfaktor das Ausschlaggebende ist? Zunächst einmal durch das Frühtreibverfahren von Lakon (1912). Klebs (1915, p. 790) meint nämlich »bei der Wirkung der Nährsalze handelt es sich um die quantitative Steigerung eines schon vorher vorhandenen und absolut notwendigen

[1] Weil er glaubt, man müsse vom Standpunkt Jost's aus der Pflanze das Vermögen zuschreiben, nach »ihrem Belieben« zu ruhen oder zu wachsen, was ja gewiß als eine unsinnige Annahme abgelehnt werden müßte. Vgl. darüber die später folgende Erörterung.

Wachstumsfaktors.« Es sei daran erinnert, daß Lakon selbst zunächst (1912, p. 580) die Bedeutung der Nährsalzmethode [1] in einer Aktivierung von Fermenten erblickte; es ist also hierbei der obige Standpunkt von Klebs noch keineswegs zum Ausdruck gebracht. Auf die Möglichkeit einer Zymoexcitatorenwirkung durch Salze und eines dadurch eingeleiteten Frühtreibens habe ich bereits 1911 (p. 4) hingewiesen. Jedenfalls scheint es uns aber mit Jost (1913, p. 468) »durchaus nicht erlaubt, aus dem Erfolg einer Nährsalzzufuhr zu schließen, daß gerade durch Fehlen von Nährsalzen die Ruhe bedingt sei«. Auf demselben Standpunkt steht auch Kniep (1915, p. 117). Stellen wir uns soweit auf den Boden der Klebs'schen Theorie, daß wir annehmen, eine Knospe trete tatsächlich aus ihrer Ruhe heraus, wenn bei einer erhöhten Nährsalzzufuhr die Nährsalze eine bestimmte Konzentration erreicht haben, dann steht es uns derzeit vollkommen frei, diese Konzentration zu halten entweder für die Minimumgrenze eines unbedingt nötigen Wachstumsfaktors (Klebs) oder für diejenige Grenzkonzentration, bei der die anorganischen Salze als »Reiz« zu wirken beginnen. Inorganische Reizstoffe in bezug auf das Wachstum sind schon lange bekannt und wie ich sehe, rechnet Czapek (1913, p. 165) auch die Wirkungsweise der »Nährsalze« in den Versuchen Lakon's zu den »chemischen Wachstumsreizen«.

Desgleichen hält Simon (1914, p. 179) die Wirkung der Salze in den Experimenten von Klebs für bloße Reizwirkungen. Klebs (1915, p. 790) hat sich gegen die Deutung der Nährsalzwirkung als »bloße« Reizwirkung gewendet (vgl. auch Lakon 1915, p. 465, Anmerkung 31) und führt, um die Anschauung Simon's zu entkräften, folgendes an: »Nun beweisen die Beobachtungen an den von mir untersuchten Tropenbäumen, daß diese tatsächlich das Vermögen besitzen, die für dauerndes Wachstum ausreichende Nährsalzmenge

---

[1] In einer während der Drucklegung dieser Arbeit erschienenen Untersuchung (»Das Austreiben der Holzgewächse und seine Beeinflussung durch äußere Faktoren«, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 57, p. 1) äußert sich Kühn dahin, die Nährsalze seien überhaupt nicht imstande, die autogene Ruheperiode aufzuheben.

aufzunehmen, sofern diese ihnen geboten ist« u. l. c., p. 786: »Man kann diese Auffassung nicht klarer und sicherer beweisen, als durch die in dieser Arbeit gegebenen Versuche, in denen die gleiche junge Pflanze in gut gedüngtem Boden beständig fortwuchs, im nährsalzarmen Medium zeitweilig ruhen mußte.«

Nachdem diesen ungemein interessanten neuen Kulturversuchen von Klebs (1915) aber jedenfalls ganz dasselbe Prinzip zugrunde liegt wie dem Nährsalztreibverfahren Lakon's, nämlich das Darbieten besonders reicher Nährsalzmengen, so gilt auch für diese neuesten Versuche von Klebs dasselbe, was betreffs Lakon's Treibverfahren angeführt werden konnte. Wir halten daher nach Obigem den Standpunkt von Jost keineswegs für widerlegt und die Annahme, die Salze wirken als bloße Reize, für noch immer ebenso berechtigt wie die andere von Klebs, sie wirken als absolut notwendige Wachstumsfaktoren.

Klebs (1913, p. 29) hebt hervor, daß die Meinung von Jost[1] sich nicht auf Tatsachen stützt. Dazu sei folgendes bemerkt:

Wenn der Nährsalzgehalt des Bodens zu gewissen Zeiten unter ein Minimum sinkt und dadurch zum limiting factor wird, der, wie Klebs meint, die Ruhe erzwingt, wie kann dann durch den Einfluß eines Narkotikums oder eines anderen Reizes (Wundreiz) die Ruheperiode abgekürzt werden, obwohl ja im Boden keine quantitative Steigerung des Minimumfaktors dabei vor sich geht? Befindet sich bei einer »Wasserkultur« irgendein unbedingt nötiges Nährsalz im Minimum, so gelingt es durch keine Reize, die in dieser Nährlösung gezogene Pflanze zum Wachsen zu bewegen.

Gerade die Tatsache, daß durch verschiedene künstliche Treibverfahren sich eine frühtreibende Wirkung überhaupt erzielen läßt, scheint mir unbedingt gegen die Annahme zu sprechen, die Ruhe sei ein Zwangszustand infolge Nährsalzmangels der

---

[1] Nicht die Menge der im Boden gegebenen Stoffe, sondern die Größe des Verbrauches ist die Ursache der Ruhe.

Umwelt. Die Tatsache, daß einerseits durch reichliche Nährsalzzufuhr, andrerseits aber ebensogut durch andere »Treibstoffe« der gleiche positive Treibeffekt erzielt werden kann, spricht dafür, daß dabei vertretbare Reize in Anwendung kommen, ein unterminimaler Wachstumsfaktor, der die Ruhe erzwingt, ließe sich nicht durch irgendeinen »Reiz« vertreten. Wir sehen daher in dieser Vertretbarkeit der genannten Treibmittel eine Stütze der Ansicht von Jost.

Um unseren Standpunkt genau zu präzisieren, sei dieser noch in folgendem ausgeführt: In der Außenwelt[1] stehen den Knospen in der Regel wenigstens genügend Nährsalze zur Entwicklung zur Verfügung, nur sind die Knospen während der autonomen Ruhe nicht imstande, diese Nährsalze an sich zu reißen. Treten die Knospen aber aus ihrer Ruhe, und dies geschieht, wenn das Plasma ihrer Zellen in eine Aktivitätsperiode tritt, einen Depressionszustand autonom überwunden hat,[2] dann sind sie auch in der Lage, aus dem Nährsalzreservoir zu schöpfen. Dieser Aktivitätsgrad der Zellen (des Vegetationspunktes wird von selbst zu einer gewissen Zeit erreicht und dann erfolgt »von selbst« das »Erwachen«. Das Ende der Ruheperiode kann aber auch vorzeitig durch bestimmte Reize veranlaßt werden, und zwar müssen die Reize um so stärker sein, je tiefer die Ruhe ist. Solche Reize können auch die Salze ausüben, wenn sie eine bestimmte Grenzkonzentration erreichen.

Die von Klebs und Lakon unbestreitbar festgestellte Tatsache, daß bei besonders gesteigerter Nährsalzzufuhr die Ruhe abgekürzt oder überhaupt dauerndes Wachstum erzielt werden kann, ist demnach keineswegs mit obiger Auffassung unvereinbar.

Noch sei erwähnt, daß der Ansicht und Deutung von Jost nicht zum Vorwurf gemacht werden kann (Klebs, 1913, p. 29/30), sie führe zu der Konsequenz, die Pflanze könne nach »ihrem Belieben« ruhen oder wachsen, es falle ihr ein

[1] Wozu übrigens (nach Klebs) für die einzelnen Knospen auch der Zustand der angrenzenden Stammteile gerechnet werden muß.

[2] Eine Andeutung, wie man sich das Wesen dieser Depressionsperiode etwa vorzustellen hat, wurde bereits in Abschnitt 3, p. 334 gegeben.

»plötzlich zu ruhen unter angeblich allgemein günstigen Bedingungen der Außenwelt«. Der autonome Rhythmus im Wechsel von Wachsen und Ruhe ist aber keineswegs dem Belieben der Pflanze anheimgestellt, sondern in ihrer spezifischen Natur begründet. In Hinsicht darauf muß man die Ruhe jedenfalls auch als Zwangszustand bezeichnen, nur handelt es sich eben nicht um eine durch die Umwelt erzwungene Untätigkeit.

Nunmehr soll auf die zweite Fassung der Nährsalztheorie eingegangen werden. Klebs (1914, p. 68 u. sonst.) und Lakon (1915, p. 459) haben wiederholt betont, daß für das Wachstum ein bestimmtes Konzentrationsverhältnis zwischen organischer Substanz und Nährsalzen maßgebend ist. Lakon spricht von einem wachstumshemmenden Überschuß der Assimilate. Dieser kann natürlich in jeder Knospe auch eintreten bei vollkommener Konstanz der Nährsalzzufuhr von Seiten der (weiteren) Außenwelt. Nach dieser modifizierten Fassung der Nährsalztheorie — ich möchte sie als Quotiententheorie bezeichnen — würde die Ruhe ausklingen, wenn das Verhältnis organische : anorganischer Substanz einen bestimmten Wert erreicht. Vorzeitig kann das geschehen:

1. Durch erhöhte Zufuhr von anorganischen Substanzen (Nährsalzmethode),

2. Durch Erhöhung des Verbrauches an organischer Substanz (»künstliche« oder »Reiz«treibverfahren).

Eine solche Erhöhung des Verbrauches der organischen Substanz wäre nach Müller-Thurgau (1912) von den künstlichen Treibverfahren von vornherein zu erwarten, da sie alle eine Steigerung der Atmungsintensität zur Folge haben sollen.

Die erste Fassung der Nährsalztheorie — wobei es sich, wie auseinandergesetzt, um den Nährsalzgehalt des Bodens, also um einen typischen Außenfaktor handelt — ist immerhin einer experimentellen Prüfung zugänglich, die Quotiententheorie aber derzeit kaum exakt zu beweisen oder zu widerlegen, da wir zu wenig Einblick in die inneren (Stoffwechsel-) Vorgänge nehmen können.

Die Quotiententheorie kann übrigens, wie schon aus den Erörterungen von Jost hervorgeht, auch vom Standpunkt der

Autonomie der Ruheperiode aus akzeptiert werden; insofern sie aber lediglich die Aitionomie der Periodizität begründen soll, scheinen mir folgende Tatsachen nicht zu ihren Gunsten zu sprechen:

I. Bei gleichbleibender Nährsalzzufuhr von außen kann nach Obigem nach der Quotiententheorie ein Austreiben dann erfolgen, wenn die organischen Stoffe abnehmen; also bei erhöhter Atmung. Eine solche Erhöhung der Atmungsintensität erfolgt im Winter im Warmhaus (Simon, 1906). Trotzdem bleiben gerade daselbst die Knospen sitzen und unter dem Einfluß der Kälte, bei der jedenfalls die Atmungsintensität der RGT-Regel entsprechend stark herabgesetzt erscheint, tritt Frühtreiben ein.

II. Nach Klebs (1914, p. 69) ist der Beginn der Ruhe (im Mai) so zu erklären: »Die sehr intensive *C*-Assimilation ist meiner Auffassung nach schuld daran; schon eine quantitative Verminderung der Assimilation der Blätter muß ein kontinuierliches Treiben zur Folge haben«. Ich habe durch mein Acetylenverfahren Lindenbäumchen schon Mitte Dezember zur völligen Blattentfaltung im Warmhaus bringen können. Die jungen Triebe entwickelten sich ungemein rasch. In den Achseln der Blätter traten alsbald (Ende Dezember) die neuen Winterknospen deutlich hervor, zeigten aber keine Spur von erneuter Treibwilligkeit, vielmehr im Jänner ein Aussehen, wie sie normalerweise im Freien im Mai aufgewiesen hätten (vgl. Fig. 4). Wir können also sagen: Zur Zeit des Lichtminimums schließen sich die Knospen genau so schnell wie zur Zeit hohen Lichtgenusses, also, zur Zeit jedenfalls geringer *C*-Assimilation der Tragblätter tritt die Ruhe ihrer Achselprodukte ebenso rasch ein wie zur Zeit sehr intensiver Assimilation. Die »sehr intensive *C*-Assimilation« dürfte also kaum schuld sein am Knospenschluß. Ferner ist noch weiters zu bedenken: Im Mai und Juni ist im Freien die Transpiration der Blätter eine maximale; »die Blätter nehmen die Nährsalze des Bodens zu sehr in Beschlag«, wie Klebs meint. Im Feuchthaus im Jänner und Februar war die Transspiration doch wohl kaum eine besonders große, so daß, da die Pflanzen stets sorgfältig begossen wurden und das

Wurzelsystem der Bäumchen eine sehr reiche Ausbildung erlangt hatte, die Knospen gewiß keinen Mangel an Wasser und Nährsalzen zu leiden hatten. Trotzdem der rasche Knospenschluß. Die Knospen der Linden schließen demnach gleich rasch, ob nun ihre Tragblätter reichlich assimilieren und transpirieren oder aber ob diese schwach assimilieren und transpirieren, mit anderen Worten, ob nach Klebs' Auffassung der Knospenversorgung mit organischem und anorganischem Nährmaterial den Knospen reichlich Assimilate und spärlich Nährsalze oder umgekehrt wenig Assimilate und reichlich Nährsalze zufließen. Dies spricht nicht zugunsten der Nährsalztheorie, dagegen wohl zugunsten der Autonomieauffassung.

III. Bei manchen Holzgewächsen lassen sich die Blütenknospen früher und leichter treiben als die Blattknospen. Sowohl den Blatt- als auch den Blütenknospen stehen aber die im gleichen Stammstück enthaltenen Stoffe zur Verfügung; ferner auch z. B. bei einer Stecklingskultur in der weiteren Umwelt dieselbe Nährsalzmenge im Kulturwasser; wenn trotzdem die Blütenknospen früher austreiben, so glauben wir, daß ihre autonome Ruhe früher beendet ist und sie deshalb imstande sind, die zum Entfalten nötige Menge »Wasser« sich zu verschaffen; den noch weiter ruhenden Blattknospen dagegen ist es nicht möglich, obwohl ihnen in der näheren und weiteren Umwelt dasselbe Nährsalzreservoir zur Verfügung steht, aus diesem zu schöpfen. Selbst Berthold (1904, p. 227), der zuerst die Bedeutung der Nährsalze für die Ruheperiode hervorgehoben hat, äußert eine ähnliche Anschauung, wenn er sagt: »Für die eingehendere analytische Behandlung der Frage nach der Bedeutung der äußeren und inneren Faktoren bei dem Zustandekommen der Rhythmik ist zunächst von besonderer Wichtigkeit die Tatsache, daß auch dann, wenn die Möglichkeit zum Wachstum gegeben ist, in der Mehrzahl der Fälle den wachsenden Teilen nicht der ganze Vorrat an anorganischen und organischen Reservematerialien zugänglich ist.« Es gehört eben nach unserer Meinung ein bestimmter Aktivitätsgrad der Vegetationspunktzellen dazu, um die nötigen Stoffe an sich reißen zu können; dieser Aktivitätsgrad ist aber autonomen Schwankungen unterworfen. Wir meinen

demnach: nicht die Beseitigung eines Nährsalzmangels ermöglicht das Ausklingen der Zwangsruhe, sondern das autonome Ausklingen der Ruhe ist das Primäre, sekundär dagegen ist die daraufhin erfolgende gesteigerte Inanspruchnahme der in der Außenwelt zu Gebote stehenden Nährsalzmengen (vgl. Johannsen, 1913, p. 518).

Zusammenfassend kann die hiermit vertretene Auffassung dahin präzisiert werden:

Es ist keineswegs bewiesen, daß es sich bei der Wirkung der Nährsalze um die quantitative Steigerung eines schon vorher vorhandenen und absolut notwendigen Wachstumsfaktors handelt. Die Wirkungsweise der Nährsalze kann vielmehr auch verstanden werden als ein Fall eines chemischen Wachstumsreizes. Die Tatsache, daß durch verschiedene künstliche Treibverfahren eine frühtreibende Wirkung erzielt werden kann, spricht gegen die Annahme, die Ruhe sei ein Zwangszustand infolge Nährsalzmangels der Umwelt, denn ein unterminimaler Wachstumsfaktor ließe sich nicht durch irgendeinen »Reiz« vertreten. Gegen die Annahme, daß die Ruheperiode bestimmt wird durch ein gewisses Konzentrationsverhältnis zwischen organischer Substanz und Nährsalzen, läßt sich eine Reihe von Tatsachen anführen, die nicht zugunsten dieser Hypothese sprechen, doch ist dieselbe derzeit kaum exakt zu widerlegen, da uns der Einblick in die Stoffwechselvorgänge während des Wachstums und der Ruhezeit noch allzusehr verwehrt ist.

Aus allen bisherigen Ausführungen geht hervor, daß wir die Ruheperiode für einen autonomen Vorgang halten. Es erübrigt daher noch, um Mißverständnisse auszuschließen, den Begriff der Autonomie, wie er in dieser Arbeit gebraucht wird, deutlich auseinanderzusetzen.

In der Frage nach der Autonomie der Ruheperiode hat sich die Analyse der morphologischen Rhythmen des Liesegang'schen Systems als ungemein klärend erwiesen. Küster (1913, p. 14) deutet die Zonenbildung im Liesegang'schen

Phänomen dahin: »Wir haben einen Rhythmus zustande kommen sehen, der keinesfalls von irgendwelchen rhythmischen Einwirkungen der Außenwelt abhängig ist.« Klebs (1913, p. 7) ist anderer Auffassung: Beim Liesegang'schen Phänomen ist die Außenwelt in der Weise beteiligt, als sie zeitlich vorher die für den Prozeß notwendige Konstellation von inneren Bedingungen geschaffen hat; die Außenwelt hat eben »alles vorbereitet, und sie war es, die den inneren Bedingungen die für den Versuch entscheidende Beschaffenheit gegeben hat«.

Es ist klar, daß jeder der beiden Standpunkte seine Berechtigung hat, je nach dem Zeitmomente, von dem an man das betreffende System betrachtet. Da wir ein System, dessen Veränderungen wir studieren wollen, stets zunächst einmal räumlich und zeitlich begrenzen müssen, so betrifft die Auffassung Küster's ebenso »das Wesen der Sache« und nicht »nur den äußeren Schein«, wie diejenige von Klebs. Küster bezeichnet (1914, p. 74) einen Rhythmus, der ohne rhythmische Beeinflussung von außen entsteht, als »inneren« Ryhthmus. Diese Bezeichnung deckt sich, wie noch erörtert werden soll, vollkommen mit der Pfeffer'schen Bezeichnung »autonomer« Rhythmus.

Munk (1914, p. 625) wendet sich gegen diese Bezeichnung Küster's in folgendem Satze: »Küster legt das Hauptgewicht der Einteilung auf rhythmische und nicht rhythmische Beeinflussung von außen und übersieht hierbei, daß auch durch einen neu hinzutretenden konstanten Außenfaktor ein vorher stetig verlaufendes Geschehen zu einem periodischen werden kann. Eine solche durch einen konstanten Außenfaktor bedingte Periode ist aber doch bestimmt als ein äußerer Rhythmus anzusehen.« Munk scheint also Gewicht darauf zu legen, daß der konstante Faktor »neu hinzutreten muß«, daß also z. B. beim Liesegang'schen System der Rhythmus erst zustande kommt, wenn man einen Silbernitratkrystall auf die Kaliumbichromatgelatine bringt. Gerade in diesem Falle dürfte der Unterschied in der Auffassung ganz klar zutage liegen und ebenso die Berechtigung des Standpunktes von Küster. Von einem »Liesegang'schen System« sprechen wir erst nach Hinzufügen des genannten konstanten Faktors;

man kann eben die Vorgänge in dem fertig geschaffenen System studieren ohne Rücksicht auf das Zustandekommen, die Entstehung desselben.

Es liegt also kein Grund vor, von dem von Pfeffer — wie auch Munk betont (l. c., p. 627) — in rein mechanistischer Weise definierten Begriff »autonom« abzugehen, umsoweniger, als gerade im Liesegang'schen System erkannt worden ist, daß nicht nur Lebensvorgänge bei Konstanz der Außenfaktoren rhythmisch verlaufen können, sondern auch Vorgänge in nicht lebenden Systemen; eine vitalistische Deutung ist daher mit diesem Begriff »autonom« keineswegs verknüpft. Pfeffer selbst (1907, p. 450) sagt: »Nur zur Kennzeichnung, daß sich ein uns entgegentretendes Geschehen bei voller Konstanz der Außenbedingungen abspielt, habe ich ohne irgendeine andere Voraussetzung die Bezeichnung ‚autonom oder autogen' benutzt.« In ganz derselben Weise äußerte sich Pfeffer auch erst kürzlich über den Autonomiebegriff (1915, p. 136) und ebenso will ihn Kniep (1915, p. 114) in ebendiesem Sinne verstanden wissen. Diese Fassung des Autonomiebegriffes hat mit derjenigen von Driesch (1909, I., p. 144) (= »eigenen Gesetzen unterworfen«) gar nichts gemeinsam. In dem durch die Definition Pfeffer's genau festgelegten Sinne haben wir in dieser Arbeit die Periodizität der Ruheperiode als »autonomen« Vorgang bezeichnet.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

I. Die Acetylenmethode bewährt sich auch bei Holzgewächsen mit fester Ruhe, und zwar wurden zur Zeit der Nachruhe mit Acetylen frühgetrieben: *Tilia* sp., *Fraxinus excelsior, Robinia Pseudacacia, Castanea sativa* und *Fagus silvatica*.

II. Das Acetylen wirkt ebenso wie der Äther und das Warmbad streng lokal.

III. Durch mehrstündiges Baden in zehn-, respektive fünfprozentiger H_2O_2-Lösung bei Zimmertemperatur wird die Ruheperiode von *Tilia*-Zweigen wesentlich abgekürzt (Wasserstoffsuperoxydmethode).

IV. Linden- und Eschen-Bäumchen, die vom Herbst an ununterbrochen im Warmhaus gehalten werden, entfalten ihre Knospen erst nach einer Ruhezeit von ungefähr 15 Monaten.

V. Es wird die Anschauung vertreten: bei der Wirkung der Nährsalze handelt es sich um den Effekt chemischer Wachstumsreize. Die Ruheperiode ist nicht als Zwangszustand infolge Nährsalzmangels der Umwelt aufzufassen, sondern als autonomer Vorgang im Sinne Pfeffer's.

Literatur.

Berthold, G., 1904, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation, II. Teil.

Czapek, Fr., 1913, Biochemie der Pflanzen, I. Bd., II. Aufl.

Driesch, H., 1909, Philosophie des Organischen, I. Bd.

Goebel, K., 1913, Organographie, I. Teil, II. Aufl.

Howard, W., 1906, Untersuchungen über die Winterruheperiode der Pflanzen.

Jesenko, Fr., 1911, Einige neue Verfahren, die Ruheperiode der Holzgewächse abzukürzen, Ber. Deutsch. bot. Ges.

— 1912, Über das Austreiben im Sommer entblätterter Bäume und Sträucher, ebenda.

Johannsen, W., 1906, Das Ätherverfahren beim Frühtreiben, II. Aufl.

— 1913, Artikel »Ruheperioden« im Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. VIII.

Jost, L., 1894, Einfluß des Lichtes auf das Knospentreiben der Buche, Ber. Deutsch. bot. Ges.

— 1912, Besprechung der Arbeit von Klebs, Über die Rhythmik usw., Zeitschr. für Bot., Bd. V.

— 1913, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, III. Aufl.

Klebs, G., 1913, Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen, Heidelberger Akademie.

— 1913, Artikel »Fortpflanzung der Gewächse«, Physiologie im Handwörterbuch der Naturwissenschaften, IV. Bd.

— 1914, Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche, Heidelberger Akademie.

Klebs G., 1915, Über Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten, Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 56.

Kniep, H., 1915, Über rhythmische Lebensvorgänge bei den Pflanzen. Ein Sammelreferat.

Küster, E., 1913, Über Zonenbildung in kolloidalen Medien, Jena.

— 1914, Über rhythmische Strukturen im Pflanzenreiche, Die Naturwissenschaften.

Lakon, G., 1912, Über die Beeinflussung der Winterruhe der Holzgewächse durch die Nährsalze, Zeitschr. für Bot., Bd. 4.

— 1915, Über den rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe, Biolog. Zentralbl., Bd. 35.

Molisch, H., 1909, Das Warmbad als Mittel zum Treiben der Pflanzen. Jena.

— 1909, Über ein einfaches Verfahren, Pflanzen zu treiben (Warmbadmethode), II. Teil. Diese Sitzungsberichte, Bd. CXVIII, Abt. I.

— 1916, Über das Treiben ruhender Pflanzen mit Rauch. Sonderabdruck aus dem akademischen Anzeiger Nr. 1 der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien.

— 1916, Der Rauch, ein Mittel zum Treiben ruhender Pflanzen. Die Umschau, Heft Nr. 12.

Müller-Thurgau, H., 1912, Beiträge zur Kenntnis der Lebensvorgänge in ruhenden Pflanzenteilen, II. Teil, Flora, Bd. IV.

Munk, M., 1914, Theoretische Betrachtungen über die Ursachen der Periodizität, Biolog. Zentralbl., Bd. 34.

Pfeffer, W., 1889, Beiträge zur Kenntnis der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. Königl. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 15, Nr. 5.

— 1904, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., II. Bd.

— 1907, Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen. Königl. sächs. Ges. d. Wiss.

— 1915, Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen, ebenda.

Portheim, L. v. und O. Kühn, 1914, Studien über die Ruheperiode der Holzgewächse. Österr. bot. Zeitschrift, Jahrg. 64.

Schimper, F. W., 1908, Pflanzengeographie auf physiolog. Grundlage, II. Aufl.

Schumann, W., 1890, *Tiliaceae* in Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, III. Abt., 6., p. 10.

Schumann, W., 1904, Praktikum für morphologische und systematische Botanik, Jena.

Semon, R., 1904, Die Mneme, Leipzig.

Simon, S., 1906, Untersuchungen über das Verhalten der Atmungstätigkeit während der Ruheperiode. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 43.

— 1914, Studien über die Periodizität der Lebensprozesse, ebenda, Bd. 54.

Späth, H., 1912, Der Johannistrieb, Berlin.

Verworn, M., 1909, Allgemeine Physiologie, IV. Aufl.

— 1913, Artikel »Schlaf« im Handwörterbuch der Naturw., VIII. Bd.

Weber, F., 1909, Untersuchungen über die Wandlungen des Stärke und Fettgehaltes der Pflanzen. Diese Sitzungsberichte.

— 1911, Über die Abkürzung der Ruheperiode der Holzgewächse durch Verletzung der Knospen, ebenda.

— 1916, Über ein neues Verfahren, Pflanzen zu treiben, Acetylenmethode, ebenda.

— 1916, Über das Treiben der Buche. Ber. Deutsch. bot. Ges.

— 1916, Über eine einfache Methode, die Wegsamkeit der Lenticellen für Gase zu demonstrieren, ebenda.

Erklärung der Figuren.

Tafel I.

Fig. 1. *Fraxinus excelsior.* Zweige links am 23. Jänner in 20prozentiger Kalisalpeterlösung 20 Stunden hindurch bei Zimmertemperatur gebadet, rechts die Kontrollzweige in Leitungswasser gebadet. Photographiert am 10. Februar.

Fig. 2. *Fraxinus excelsior.* Zweig rechts ab 4. Dezember 1915 der Acetyleneinwirkung 2×24 Stunden hindurch ausgesetzt; links der Vergleichszweig aus reiner Luft. Photographiert am 28. Dezember 1915.

Fig. 3. *Tilia* sp. Zweige links am 12. Jänner in 10prozentiger H_2O_2-Lösung 24 Stunden lang bei Zimmertemperatur gebadet; rechts in Leitungswasser ohne H_2O_2-Zusatz gebadete Zweige. Photographiert am 31. Jänner.

Fig. 4. *Tilia* sp. Zweigstück, das sich ab Mitte Dezember 1915 aus einer Winterknospe nach Acetylenbehandlung des betreffenden »Bäumchens« entwickelt hat. Photographiert am 25. Jänner 1916.

Tafel II.

Fig. 5. *Robinia Pseudacacia.* Rechts zwei Acetylenzweige (Narkose vom 24. bis zum 27. Dezember), links die Vergleichszweige. Photographiert am 20. Jänner 1916.

Fig. 6. *Tilia platyphyllos.* Photographiert am 28. Jänner 1916. Die Zweige des Bäumchens, die junge Blätter tragen, wurden vom 25. bis zum 28. Dezember 1915 einer lokalen Acetylenbehandlung unterworfen.

Fig. 7. *Fagus silvatica.* Bäumchen rechts vom 8. bis 13. Jänner acetylenisiert, Bäumchen links ohne Vorbehandlung mit ersterem zugleich am 13. Jänner ins Warmhaus eingestellt. Photographiert am 20. Februar.

Fig. 8. *Fagus silvatica.* Zweige rechts vom 8. bis zum 13. Jänner in Acetylennarkose; links Zweige aus reiner Luft. Photographiert am 8. Februar.

Tafel III.

Fig. 9. *Tilia* sp. Die beiden Zweige links vom 25. bis zum 28. Dezember 1915 im Acetylenraum, rechts die Kontrollzweige. Die Photographie stammt vom 20. Jänner 1916.

Fig. 10. *Tilia platyphyllos*. Zweig mit Blütenständen, photographiert am 15. Februar 1916. Die Blütenstände entwickelten sich fast gleichzeitig mit ihren Stützblättern. und zwar aus Winterknospen eines Zweiges, der Ende Dezember 1915 einer lokalen Acetylenbehandlung ausgesetzt war (vgl. Fig. 6).

Fig. 11. *Castanea sativa* Zweige links mit Acetylen hehandelt vom 13. bis zum 15. Jänner. Rechts die Reineluftzweige. Die photographische Aufnahme stammt vom 29. Jänner.

Fig. 12. *Tilia* sp. Bäumchen rechts ab 27. Jänner 1910 (aus dem Kalthaus) ins Warmhaus; Bäumchen links ab 27. Oktober 1909 dauernd im Warmhaus. Photographiert am 9. Mai 1910. Die Pflanze links »ruhte« weiter bis Jänner 1911.



Fig. 1



Fig. 2



Autor phot.

Fig. 3



Lichtdruck v. Max Jaffe, Wien

Fig. 4





Fig. 5



Fig. 6



Fig. 7



Fig. 8

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien





Fig. 9

Fig. 10

Fig. 11

Fig. 12

Lichtdruck v. Max Jaffé, W